

Document publié en 1988 dans le Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée (JATBA) :

HLADIK, C.M. et HLADIK, A. (1988) — Sucres et « faux sucres » de la forêt équatoriale : évolution et perception des produits sucrés par les populations forestières d'Afrique. *Journ. d'Agric. Trad. et de Bota. Appl.*, 35 : 51-66.

Journ. d'Agric. Trad. et de Bota. Appl., Vol. XXXV, 1988

SUCRES ET « FAUX SUCRES » DE LA FORÊT ÉQUATORIALE : ÉVOLUTION ET PERCEPTION DES PRODUITS SUCRÉS PAR LES POPULATIONS FORESTIÈRES D'AFRIQUE

Claude Marcel HLADIK et Annette HLADIK *

Résumé. — La richesse en sucres des fruits de nombreuses espèces de la forêt dense Africaine est présentée dans le contexte des phénomènes de coévolution des populations animales et végétales. La présence exceptionnelle de « faux sucres » dans les fruits de certaines espèces serait liée, par un phénomène de « mimétisme biochimique » que favorise l'abondance des fruits sucrés, à l'intensité de la réponse des récepteurs gustatifs des vertébrés vis-à-vis de ces molécules complexes. Les performances gustatives des populations humaines sont également interprétées en fonction des caractéristiques actuelles d'un environnement biochimique où les sucres simples sont particulièrement abondants.

Summary. — The occurrence of sugars in the fruits of many rain forest species is discussed according to various hypotheses about coevolution of animals and plants. Sugar mimics in the fruits of peculiar species are presented with respect to coevolution, the target for mimicry being the vertebrate taste bud response. An hypothesis is proposed about the possible influence of environmental conditions, including species richness and sugar abundance, on the taste thresholds for sugars of the human populations inhabiting the African rain forest.

REMERCIEMENTS. — Nous remercions vivement P. BLANDIN pour sa lecture critique attentive du manuscrit de cet article.

INTRODUCTION

Les fruits de la forêt équatoriale constituent une ressource alimentaire dont la quantité semble très supérieure à l'usage que les populations humaines peuvent en faire (HLADIK, GARINE et BAHUCHET, 1989). Il faut tenter de remonter aux origines des différentes familles de plantes et déterminer la nature des pressions sélectives qu'elles ont subies pour comprendre ce que représente actuellement cette manne peu exploitée, la façon dont elle est perçue par les populations des forêts denses d'Afrique et toutes les potentialités qu'elle recèle.

(*) C.N.R.S., Anthropologie Alimentaire Différentielle (UPR 263). Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 Avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

1 — LE SUCRE DES FRUITS ET LES PROCESSUS DE COÉVOLUTION

Les fruits des phanérogames ont toujours fasciné les observateurs de la nature, à la fois par l'aspect attractif de leurs couleurs vives et par le goût des pulpes juteuses qui renferment en général un mélange de plusieurs sucres simples (essentiellement fructose, glucose et saccharose). Mais les sucres simples, bien qu'ils soient parmi les premiers constituants qui se forment au cours du processus de photosynthèse, sont rapidement polymérisés pour donner les glucides de constitution des végétaux (cellulose, lignine, etc...). Leur présence dans les fruits — avec d'autres constituants nutritifs — s'explique comme un processus secondaire résultant de la coévolution des plantes et des animaux frugivores qui, dispersant les diaspores, favorisent ainsi la régénération des espèces végétales.

Si de nombreux biologistes, après Darwin, ont décrit des cas de dissémination de graines par les animaux (RIDLEY, 1930; MÜLLER, 1934), c'est à partir de l'œuvre didactique de CORNER (1964) que le phénomène est évoqué en termes de coévolution. Ainsi, décrivant les fruits d'une Myristicaceae, cet auteur pense que « lorsque les pigeons sauvages viennent, dès l'aube, en consommer les arilles rouges, le naturaliste assiste à la scène finale de l'évolution de cette famille de plantes. S'il se représentait le passé, lorsque les ancêtres communs des Myristicaceae et des Annonaceae avaient encore une forme pachycaule, il pourrait voir des espèces ayant précédé les pigeons, peut-être un *Archaeopteryx*, venant en consommer les fruits au petit matin d'une journée de l'ère Mésozoïque. Il pourrait aussi rêver, à propos de l'origine des fruits du durian, des ancêtres des singes et des premières espèces d'écureuils, de civettes, d'ours et de chauve-souris, se précipitant dans la plus grande confusion sur la masse des plantes basses pachycaules dont dérive le durian, l'arbre à pain, les palmiers et les bananiers, dans une forêt primitive composée des premières phanérogames » (*op. cit.* : 223). Par cette envolée poétique dont nous donnons une traduction assez libre, CORNER tend à préciser que la morphologie et la composition de certains fruits des forêts tropicales résulte en grande partie de la pression de sélection exercée par les animaux disperseurs de graines.

Cependant, il envisageait ce processus comme s'appliquant essentiellement aux espèces pionnières, aux épiphytes et autres plantes colonisatrices de milieux spécialisés, pour lesquelles le transport des diaspores est quasi-indispensable à la survie de l'espèce. En ce qui concerne les espèces forestières à grosses graines, CORNER pensait qu'elles pouvaient se reproduire *in situ* (*op. cit.* : 219) et que, du tapis de plantules observé sous un arbre, pouvait survivre un arbre de même espèce qui le remplacerait à sa mort. Il apparaît que ce n'est pas le cas; les études récentes sur la relation fruits-vertébrés tendent, au contraire, à prouver que l'élimination des animaux de la forêt dense auraient pour conséquence une perte plus ou moins rapide de la diversité spécifique du milieu végétal.

En effet, les interactions entre les consommateurs et les producteurs de fruits font partie intégrante des mécanismes d'équilibre des écosystèmes tropicaux. Les oiseaux et les Primates furent les premiers groupes de vertébrés dont les interactions avec les plantes ont été étudiées en détail — il va sans dire que nous limitons cette incursion dans le domaine des interactions plantes/animaux au seul

cas des vertébrés; car les interactions entre les invertébrés et les systèmes de pollinisation ou de défense biochimique des plantes sont couvertes par une littérature scientifique à la fois plus riche et plus ancienne. SNOW (1966) avait décrit la succession des fructifications de 18 espèces du genre *Miconia* offrant aux populations de différentes espèces d'oiseaux frugivores néotropicaux un approvisionnement tout au long de l'année. Il a émis l'hypothèse qu'une espèce végétale trouve un avantage sélectif lorsque sa période de fructification est décalée par rapport à celle des autres espèces, parce que, étant davantage consommée, ses graines seront plus efficacement dispersées.

Dans ce contexte scientifique, après avoir vérifié que les semences des arbres et des lianes de la forêt du Gabon conservent effectivement leur pouvoir germinatif en dépit d'un séjour plus ou moins long dans le tractus digestif des Primates (HLADIK et HLADIK, 1967), nous avons voulu tester les hypothèses de JACKSON et GARTLAND (1965) qui amenaient à envisager que la régénération des arbres d'une forêt dense ne pouvait s'effectuer de façon satisfaisante en l'absence des singes consommant les fruits. Mettant en parallèle les écosystèmes tropicaux de différents continents, nous avons entrepris, en Amérique Centrale, une étude comparative des potentiels de régénération de différentes espèces d'arbres et de lianes, en déterminant la viabilité de leurs graines après transit intestinal et surtout en mesurant les « flux de dispersion » en quantité et en distance, lorsque leurs fruits sont ingérés par l'une des quatre espèces diurnes de Primates de Panama (HLADIK et HLADIK, 1969). C'est un flux de plus de 100.000 graines par hectare et par an qui, pour beaucoup de plantes à petites graines, est déplacé sur près d'un kilomètre. Ce flux occasionné par la seule action des Primates, complété par celui que les oiseaux et les chauve-souris frugivores déterminent en consommant les mêmes fruits ou ceux d'autres espèces, correspond à la « pluie de graines » qui renouvelle constamment le potentiel de régénération et fait l'objet d'études en forêt Guyanaise (CHARLES-DOMINIQUE, 1986).

En ce qui concerne la composition des fruits consommés par les Primates ou par d'autres vertébrés, la pression sélective ne peut qu'aboutir à une augmentation de la teneur en produits nutritifs dans les pulpes et les arilles. En effet, selon l'hypothèse la plus vraisemblable, les gènes des plantes correspondant aux fruits les plus riches en sucres ou en graisses seront favorisés par les choix préférentiels qu'en font les animaux disséminateurs des graines, d'une façon aussi efficace que les procédés de sélection empiriques appliqués par l'Homme aux espèces cultivées.

Aucune vérification directe de cette hypothèse n'est possible; mais, comme pour les innombrables autres cas où les effets de facteurs sélectifs sont probables, les preuves indirectes sont nombreuses et convaincantes. Ainsi, les résultats des analyses des pulpes des fruits de la forêt dense néotropicale (C.M. HLADIK *et al.*, 1971), ont montré que les parties solubles (jus des pulpes de fruits) où les sucres simples sont immédiatement détectables par les singes — surtout par le Sajou, *Cebus capucinus*, le plus actif, qui goûte tout ce qu'il trouve sur son passage — permettent aux plantes dont les fruits sont les plus gros et les plus sucrés d'être « semées » en plus grand nombre.

Il en résulte que les fruits de la forêt dense ont des teneurs en sucre qui, très souvent, avoisinent celles des variétés les plus succulentes sélectionnées par

l'Homme. Nous en présentons quelques exemples (Tableau I) parmi une vingtaine de familles de plantes de la forêt du Gabon où nous avons eu également l'occasion d'étudier à la fois la diversité végétale, le potentiel de régénération, la dynamique (A. HLADIK, 1982) ainsi que l'action de l'un des plus efficaces disséminateurs de graines, le Chimpanzé (C.M. HLADIK, 1973). On remarque dans ce tableau, par exemple chez les Anacardiaceae dont on connaît, en culture, les fruits du man-guier (avec des variétés de mangues dont les sucres simples forment 20% du poids total frais; ANON., 1967), les fortes teneurs en sucres simples du genre *Trichoscypha* ou « raisins de brousse » ainsi que de l'espèce *Antrocaryon klaineianum* dont les fruits font l'objet de cueillette pour être vendus sur les marchés africains.

Parmi les espèces de Burseraceae du genre *Santiria* (en début de liste), des formes dont la description ne figure pas encore dans la Flore du Gabon constituent des couples d'espèces jumelles (notées conventionnellement I et II) avec, chez l'une d'elles, une quantité de sucre exceptionnelle (les 3/4 de la matière sèche de la pulpe du fruit sont des sucres simples). Ces espèces jumelles dont la signification a été discutée par ailleurs (A. HLADIK et N. HALLÉ, 1979) peuvent être considérées comme le résultat des pressions sélectives les plus récentes sur des populations végétales dont deux formes, très proches d'un point de vue morphologique, ne se différencient que par quelques critères, notamment les périodes de fructification et la composition biochimique.

Les techniques d'analyse que nous avons utilisées, dans le cas des fruits les plus juteux dont la pulpe a été fixée à l'alcool bouillant, mettent en évidence la teneur en sucres simples de la fraction soluble à l'alcool, c'est-à-dire parmi des composés à petites molécules impliqués dans la sensation gustative que la plupart des vertébrés éprouvent au premier contact. Lorsque cette fraction n'est formée que pour partie de sucres simples, ce sont souvent des graisses qui complètent cette pulpe nutritive : par exemple dans le genre *Dacryodes* (Burseraceae), alors que chez *D. klaineana* la pulpe est sucrée, les espèces *D. buttneri* et *D. edulis*, qui ne figurent pas dans le Tableau I parce que moins riches en sucres, ont une pulpe à consistance grasse, assez semblable à celle de l'avocat. Les pulpes des fruits peuvent également renfermer de l'amidon, mis en évidence lors de l'analyse des glucides de l'ensemble de la matière sèche qui, après une hydrolyse peu poussée, indique la fraction normalement assimilable; toutefois l'amidon ne se trouve qu'en faible quantité et principalement dans les fruits immatures.

Les fruits des espèces indiquées au bas de notre liste (Tableau I), dont les teneurs en sucres sont relativement faibles, ne sont pas les moins intéressants parce que les corps gras qu'ils renferment peuvent leur faire jouer un rôle clé dans l'alimentation des animaux dispersant leurs graines et avoir pour conséquence une action en retour sur l'équilibre à long terme des populations végétales. Le dernier de cette liste, *Anonidium mannii* (Annonaceae) est un énorme fruit de 5 kg se développant à même le tronc de l'arbre producteur ou sur ses branches maîtresses (espèce cauliflore). Sa pulpe est, parmi tous les fruits que nous avons analysés, celle qui contient le plus de protéines (12 % du poids sec). Elle constitue ainsi une base relativement équilibrée pour un régime alimentaire; elle est effectivement consommée par les Primates sauvages qui, s'ils ne peuvent en ingérer les grosses graines avec la pulpe, les disséminent non moins efficacement en transportant le fruit, ramassé mûr au sol ou sur le tronc, pour le consommer en un lieu sûr.

ESPÈCE (référence d'herbier et famille)	Teneur en eau (%)	Glucides hydrolysables (dont sucres simples) Pourcentage du poids sec	Fraction soluble à l'alcool (dont sucres simples) Pourcentage du poids sec
<i>Santiria sp. I</i> (AH 1424 - Burseraceae)	87		76 (74)
<i>Hemadradenia mannii</i> (Connaraceae)	81		87 (54)
<i>Salacia pierrei</i> (Hippocrateaceae)	84		83 (52)
<i>Santiria sp. II</i> (AH 2469 - Burseraceae)	88		87 (49)
<i>Dacryodes klaineana</i> (Burseraceae)	90		88 (47)
<i>Cissus dinklagei</i> (Vitaceae)	85		80 (43)
<i>Trichoscypha sp.</i> (AH 1946 - Anacardiaceae)	86		85 (43)
<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i> (Marantaceae)	62	62	
<i>Dialium sp.</i> (AH 2732 - Caesalpiniaceae)	35	55	
<i>Gambeya beguei</i> (Sapotaceae)	58		52 (46)
<i>Irvingia gabonensis</i> (Irvingiaceae)	89	52	
<i>Pancovia pedicellaris</i> (Sapindaceae)	83	50 (45)	
<i>Antrocaryon klaineianum</i> (Anacardiaceae)	81	45 (40)	
<i>Pachypodanthium barteri</i> (Annonaceae)	92		47 (28)
<i>Detarium macrocarpum</i> (Caesalpiniaceae)	69	55 (37)	
<i>Hugonia spicata</i> (Linaceae)	73	47 (33)	
<i>Swartzia fistuloides</i> (Caesalpiniaceae)	37	47 (25)	
<i>Nauclea diderrichii</i> (Rubiaceae)	77	47	
<i>Duboscia macrocarpa</i> (Tiliaceae)	68	45	
<i>Vitex fosteri</i> (Verbenaceae)	85	43 (32)	
<i>Polyalthia suaveolens</i> (Annonaceae)	67	41 (33)	
<i>Uapaca paludosa</i> (Euphorbiaceae)	50	33 (31)	
<i>Staudtia gabonensis</i> (Myristicaceae)	65	33 (26)	
<i>Parinari excelsa</i> (Chrysobalanaceae)	79	27 (16)	
<i>Gambeya lacourtiana</i> (Sapotaceae)	71	21 (13)	
<i>Uapaca heudelotii</i> (Euphorbiaceae)	84	20 (4)	
<i>Anonidium mannii</i> (Annonaceae)	85	20 (4)	

TABLEAU I. — Teneur en sucres des fruits de quelques arbres et lianes de la forêt dense du Gabon. Pour les espèces dont le statut taxonomique n'est pas définitivement établi, la référence indiquée correspond à la collection A. HLADIK de l'Herbier de Paris (M.N.H.N.). Le pourcentage d'eau que renferme la pulpe des fruits a d'abord été déterminé par séchage à l'étuve à 60° C. Dans la matière sèche, la fraction de glucides assimilables a été mise en évidence après une hydrolyse légère (cf. Méthodes in : C.M. HLADIK et al., 1971). La teneur de cette fraction en sucres simples, avant hydrolyse, est précisée (entre parenthèse). L'extraction de la fraction soluble à l'alcool des pulpes des fruits les plus aqueux révèle la présence de produits de faible poids moléculaire incluant également une forte proportion de sucres simples.

Un seul de ces énormes « corossols sauvages », *Anonidium mannii*, peut aussi constituer la matière d'un petit repas collectif pris au cours d'une chasse par un groupe de Pygmées Aka qui a eu la bonne fortune de le trouver dans la forêt Centrafricaine avant qu'il ne soit dévoré par des céphalophes ou par des singes; ou bien, lorsque le fruit est rapporté dans un village Ngbaka, sa pulpe est consommée à la petite cuillère, après avoir été broyée avec du sucre, ce qui en améliore nettement les qualités organoleptiques.

Cette dernière remarque laisse à penser que rien n'est définitivement acquis dans le processus de coévolution et que la compétition entre les espèces végétales peut encore continuer : dans un milieu où plusieurs centaines d'espèces à fruits sucrés sont à la disposition des consommateurs, celle qui offre les fruits les plus riches sera favorisée. Les disperseurs de graines deviennent quasi indispensables pour assurer la régénération des végétaux, dans la mesure où tout l'espace est constamment couvert par les graines des autres espèces dont les plantules sont prêtes à se développer dès qu'une trouée leur apporte la lumière en quantité suffisante. Les études les plus récentes effectuées dans la forêt du Gabon (GAUTIER-HION *et al.*, 1985) sont venues confirmer à la fois la compétition entre végétaux pour s'attribuer les disséminateurs les plus efficaces de divers groupes de vertébrés et les associations d'espèces que cela implique. Toutefois, l'efficacité du système de dissémination ne peut s'apprécier qu'en fonction du résultat final : le succès effectif des plantules dont la morphologie est adaptée à l'utilisation du terrain où l'animal a déposé la graine (A. HLADIK et S. MIQUEL, 1990).

Les sucres simples, glucose, fructose (lévulose) ou saccharose se trouvent en proportions très variables dans les différents fruits (SOURD et GAUTIER-HION, 1986). En dépit de sensibles différences dans la nature de la perception des sucres chez différentes espèces de Primates (FAURION, 1987) cette diversité de la composition entraîne, chez les consommateurs, des réactions très semblables. De la même façon, la couleur de ces fruits consommables, le plus souvent rouge ou jaune vif, a évolué en fonction de la façon dont les consommateurs potentiels peuvent percevoir un « signal » qui, par contraste coloré sur le fond vert (COOPER *et al.*, 1986), attire leur regard vers la source d'un plaisir gustatif auquel ils se trouvent rapidement conditionnés. C'est ainsi que la vision rétrospective de CORNER, sur l'évolution des végétaux dans un monde déjà peuplé de nombreuses espèces animales, trouve toute sa signification.

2 — LES « FAUX SUCRES » ET LE « MIMÉTISME BIOCHIMIQUE »

Nous avons introduit le concept de « mimétisme biochimique » pour expliquer la présence d'un nouveau produit sucré extrait des fruits de *Pentadiplandra brazzeana* que nous avons collectés au Gabon (VAN DER WEL *et al.*, 1989). Cette notion fait référence au processus de coévolution évoqué ci-dessus et vient compléter l'ensemble des hypothèses avancées.

Les « faux sucres », produits non glucidiques ayant pour l'Homme un goût fortement sucré, sont bien connus depuis que la découverte fortuite de la saccharine en 1879 fut suivie de celle d'autres composés (dulcine, cyclamate, aspartame) dont les formules chimiques ne laissaient aucunement supposer les qualités gustatives (VAN DER WEL *et al.*, 1987). Initialement réservés à un usage pharmaceutique (dans les régimes pour diabétiques) ainsi que comme « ersatz » du sucre pendant les périodes de pénurie, l'usage de plus en plus fréquent de ces édulcorants de synthèse par les industries agro-alimentaires les a rendus familiers du grand public.

Il n'en va pas de même des édulcorants non glucidiques naturels, composés généralement plus complexes et difficiles à synthétiser, qui ont cependant attiré l'attention des chercheurs à la fois en raison des applications possibles dans le domaine industriel (LANGLEY-DANYSZ, 1987) et pour les problèmes théoriques qu'ils soulèvent dans le domaine de la perception gustative. Plusieurs de ces produits se trouvent dans des fruits d'espèces des forêts équatoriales d'Afrique.

Les fruits rouges d'une petite liane, *Dioscoreophyllum cumminsii* (Menispermaceae), sont bien connus des Pygmées Aka de Centrafrique et des Baka du Sud Cameroun (voir planche photographique). Ils ont un goût extrêmement sucré mais leur consommation laisse en bouche un arrière-goût qui peut sembler désagréable et qui persiste pendant plusieurs minutes. Les enfants les apprécient néanmoins et vont les collecter en forêt. Cette petite liane est connue par ailleurs pour son tubercule comestible (même à l'état cru), qui se développe à faible profondeur et peut donc être collecté à l'aide d'un simple bâton à fouir (A. HLADIK *et al.*, 1984). Une Marantaceae, *Thaumatococcus daniellii*, plante basse du sous-bois des forêts du bassin Congolais, est également connue pour produire des petits fruits déhiscents dont la graine est entourée d'un arille jaune vif au goût sucré extrêmement marqué.

Des composés protéiques responsables de la saveur sucrée ont été identifiés dans la pulpe des fruits de chacune de ces deux espèces. Ils furent respectivement nommés monelline et thaumatine (VAN DER WEL *et al.*, 1987). Il devenait alors particulièrement intéressant, pour les psychophysiologistes, de déterminer si leur saveur sucrée était également perçue par différentes espèces animales et de tenter de comprendre leur mécanisme d'action au niveau des bourgeons du goût. Les tests effectués sur des Primates non humains (GLASER *et al.*, 1978), d'abord par des méthodes comportementales (tests de préférence ou d'aversion) montrèrent que seuls les Pongidae et les Cercopithecidae réagissaient positivement à la saveur de ces produits. Ni les Prosimiens, ni les singes néotropicaux (Callitricidae et Cebidae) — avec toutefois quelques réactions légères à la monelline — ne semblaient percevoir la saveur sucrée de ces protéines d'origine végétale. La confirmation en fut donnée par HELLEKANT *et al.* (1981), en enregistrant directement le potentiel évoqué sur la partie du nerf gustatif qui transmet exclusivement les informations en provenance des bourgeons du goût, la corde du tympan. Ces auteurs ont présenté une explication du phénomène en fonction de la phylogénèse dans l'ordre des Primates et des implications que cela pouvait avoir dans la structure des organes du goût.

Étant bien entendu que cette explication du phénomène garde toute sa valeur puisqu'une seule des branches évolutives de l'ordre des Primates réagit à ces

produits, nous avons pensé qu'un raisonnement diamétralement opposé pouvait également servir de base explicative : plutôt que d'envisager la différenciation de l'organe gustatif des Primates face à un milieu végétal dont la composition est supposée stable, nous devons revenir, dans une optique de coévolution entre les végétaux et les animaux, à la différenciation possible de la composition des plantes en fonction de ce que perçoivent les animaux consommateurs des fruits.

Ce phénomène que nous avons nommé « mimétisme biochimique » correspond à l'avantage sélectif qui profitera au végétal dont les fruits seront perçus comme très sucrés par un disséminateur potentiel. La monelline contenue dans les petits fruits rouges du *Dioscoreophyllum cumminsii* ayant un pouvoir sucrant 100.000 fois supérieur à celui du saccharose (en termes de concentration molaire), l'énergie consacrée par la plante à la dissémination de ses diaspores est beaucoup moindre que celle que les autres espèces investissent dans la fabrication des sucres vrais. Les gènes correspondant à la possibilité de synthèse d'un tel « faux sucre » ont donc toutes chances d'être favorisés. Toutefois, de la même façon que le mimétisme batésien ne peut favoriser certaines espèces (par exemple un papillon ayant l'aspect d'une guêpe) que dans la mesure où l'espèce mimée reste présente en nombre suffisant dans le même milieu, le mimétisme biochimique des produits sucrés ne pourrait pas se produire s'il n'y avait d'autres espèces dont les fruits sucrés servent effectivement de nourriture aux frugivores disperseurs de graines.

C'est évidemment l'organe du goût des vertébrés qui constitue la « cible » de ce mimétisme et nous pouvons ainsi expliquer que seuls les Primates du continent africain (Cercopithecidae) perçoivent le goût de la monelline, dans la mesure où ce sont ces animaux qui ont consommé préférentiellement — et donc « sélectionné » — les fruits qui renfermaient la monelline, en fonction de ce qu'ils percevaient. L'organe gustatif des Cebidae et des Callitricidae — groupes qui ont divergé après avoir colonisé le continent américain — ne pouvaient pas constituer une « cible » pour les plantes africaines. Quant aux Prosimiens des forêts denses africaines qui sont aussi des frugivores partiels, étant tous nocturnes, ne percevant que très peu de contrastes colorés et s'orientant préférentiellement vers les produits odorants (CHARLES-DOMINIQUE, 1977), ils ne constituent pas non plus un potentiel de dispersion efficace pour les fruits à « faux sucres », colorés et relativement peu nombreux, qui leur sont donc difficiles à détecter.

La troisième plante évoquée plus haut, chez laquelle nous avons récemment mis en évidence une protéine dont le goût est sucré aussi bien pour l'Homme que pour certains Primates (VAN DER WEL *et al.*, 1989) est un arbuste lianescent des bordures de forêt, *Pentadiplandra brazzeana*, produisant des fruits rouges globuleux (voir planche photographique). La protéine — nommée pentadine — a un pouvoir sucrant 500 fois supérieur à celui du saccharose (comparaison en termes de poids). Le fruit, bien connu des populations locales, est nommé dans la langue française pratiquée par les Bakota et les Fang du Nord-Est du Gabon, « l'Oubli »; car, nous dit-on, son goût sucré est si intense et si attractif que le petit enfant qui le consomme en oublie totalement de retourner vers sa mère! Cette espèce a une large répartition géographique puisque nous l'avons collectée au Sud Cameroun ainsi qu'au Gabon et qu'au Zaïre, ses fruits sont également connus des petits enfants des villages Oto et Twa (H. PAGEZY, comm. pers.). Comme l'espèce du

genre *Dioscoreophyllum*, elle possède un tubercule; mais celui-ci est profondément enterré et non comestible; en revanche il est connu pour avoir des vertus médicinales et, à ce titre, commercialisé sur certains marchés africains (BREYNE *et al.*, 1978). La présence de ces tubercules chez beaucoup d'espèces de forêt dense nous a d'ailleurs amenés à envisager qu'ils pourraient résulter, comme les « faux sucres », d'une pression de sélection et d'un processus de coévolution des animaux et des végétaux; mais il ne s'agirait plus, dans ce cas, de la possibilité de dissémination de l'espèce — encore que les morceaux du tubercule cassés par un animal conservent une potentialité de régénération — mais plutôt d'un investissement souterrain mettant la plante à l'abri des consommateurs de feuillages (A. HLADIK *et al.*, 1984).

Nous devons présenter enfin, dans un domaine très voisin de celui des « faux sucres », un arbuste des bords des rivières de la forêt dense Africaine dont le fruit, dit « fruit miraculeux », était connu depuis longtemps pour ses propriétés étonnantes : *Richardella dulcifica* (= *Synsepalum dulcificum*). Ce fruit, appartenant à la famille des Sapotaceae, contient également une protéine, la miraculine, que BROUWER *et al.* (1968) ont réussi à isoler. Cette protéine n'a aucun goût lorsqu'elle est consommée seule; mais elle confère un goût sucré à tout produit acide qui est consommé simultanément (ou même après un délai de une à deux heures).

Comme pour les produits précédents, ce sont les mécanismes de la perception gustative que l'on a voulu explorer en mettant à profit les particularités de cette substance : HELLEKANT *et al.* (1981) ont testé les effets de la miraculine sur différents Primates en enregistrant le potentiel évoqué sur la corde du tympan. Chez la plupart des espèces la réaction aux produits acides est beaucoup plus forte après contact avec la miraculine (et positive lors des tests comportementaux) ce qui laisse supposer que le goût perçu est voisin du goût sucré. La généralisation de cette réaction — même à des espèces du Nouveau Monde — permet de penser que son mécanisme s'applique à un niveau du système de perception beaucoup moins spécialisé que celui des protéines sucrantes.

Cependant, comme dans les autres cas, la présence d'un produit qui peut améliorer considérablement les qualités organoleptiques des fruits a de fortes chances de résulter de la pression sélective qu'ont exercé les animaux disperseurs de graines. L'immense diversité chimique des produits qui, chez l'Homme, sont perçus comme sucrés : glucides, nitroanilines, benzamides, acides aminés, dipeptides, flavonoïdes, diphenyles, sulfamates, oximes, saccharines, acésulfames, dérivés de l'urée, sesquiterpènes, diterpènes, triterpènes, saponine stéroïde et protéines (VAN DER WEL *et al.*, 1987), laisse supposer que de nombreux dérivés du métabolisme des plantes peuvent, par hasard, avoir une saveur assez voisine de celle des sucres simples et satisfaire ainsi la préférence pour le sucre des vertébrés consommateurs de fruits. Mais seule la présence de consommateurs potentiels, dans un milieu où coexistent de nombreuses plantes produisant des sucres vrais, a pu favoriser l'émergence des « faux sucres » ou des produits qui, agissant sur les bourgeons du goût des vertébrés, provoquent en présence d'un acide organique, une sensation voisine de celle que déterminent les sucres simples habituellement présents dans la pulpe des fruits des phanérogames.

3 — LA PERCEPTION DES SUCRES DANS DIFFÉRENTES POPULATIONS FORESTIÈRES ET NON-FORESTIÈRES

Les résultats des tests que nous avons effectués, dans le cadre de l'approche comparative de l'équipe de recherche du C.N.R.S. « Anthropologie Alimentaire Différentielle » pour déterminer les seuils de perception gustative des populations vivant en milieu contraignant (C.M. HLADIK *et al.*, 1986), doivent aussi être interprétés dans ce contexte de biologie évolutive où des pressions sélectives s'exercent entre l'environnement biochimique végétal, les populations animales et, dans certains cas, sur les populations humaines.

Ces tests ont été réalisés sur le terrain, au cours d'enquêtes sur la consommation alimentaire, en Centrafrique, au Cameroun et au Zaïre (ainsi qu'au Groenland, sur la population Inuit; les résultats en sont présentés par ailleurs dans cette revue). Différents produits habituellement présents dans l'alimentation (chlorure de sodium, saccharose, glucose, fructose, acide oxalique, acide citrique) ainsi que de la thiourée et du chlorhydrate de quinine, étaient présentés, dans un ordre aléatoire et à des concentrations croissantes, jusqu'à ce qu'ils soient reconnus et nommés par référence à un produit déjà connu et de goût voisin. Cette procédure nous a permis des comparaisons sur une base statistique sans avoir à juger si la réponse était ou non faite au hasard. Nous commenterons ici les seuls résultats concernant la perception de produits sucrés en fonction des faits et des théories que nous venons de développer ci-dessus.

Les tests concernant la perception du saccharose (figure 1) ont montré qu'il y avait des différences significatives entre les populations des régions forestières, en particulier les Pygmées Aka et Giel (Kola), et celles des régions soudanaises, vivant dans les savanes du Nord Cameroun, en particulier les Koma et les Doupa, plus sensibles à ce sucre. Pour le glucose, ces différences sont encore plus marquées, alors que le seuil de perception du fructose n'est pas significativement différent d'une population à l'autre. En première analyse, chaque population a donc un « spectre de perception » qui lui est propre et les différences de pouvoir sucrant classiquement attribuées aux différents sucres simples (saccharose=1; fructose=1,73; glucose=0,74; LE MAGNEN, 1963) ne peuvent être valables que dans une population bien définie. Cela n'est pas sans rappeler également les travaux déjà anciens portant sur différentes espèces animales comparées à l'Homme (FISHER *et al.*, 1965), montrant que les possibilités de perception étaient très variables. Cependant la démonstration d'une sélection génétique de telles possibilités de discrimination gustative à l'intérieur des populations d'une même espèce est relativement récente (LUSH, 1981).

La meilleure acuité de discrimination des solutions faiblement sucrées par les populations vivant en dehors du milieu forestier peut être interprétée, en restant dans le cadre de la théorie néo-darwinienne, comme une forme d'adaptation à un milieu où les fruits sucrés sont beaucoup moins abondants et ont des teneurs en sucres simples plus faibles (C.M. HLADIK *et al.*, 1986). Il est bien évident que pour des Pygmées, la détection du sucre dans une solution à 15 mM (soit environ 5 g par litre) n'aurait pas d'efficacité pratique alors que le jus de la plupart des fruits contient plus de 100 g de sucres simples par litre. Les Pygmées sont d'ailleurs très friands de produits à saveur fortement sucrée et le miel sauvage est particulièrement valorisé dans leur culture (BAHUCHET, 1985).

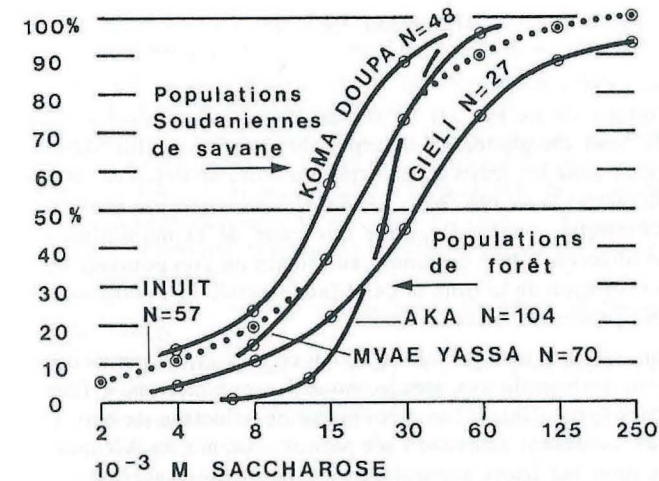


FIGURE 1. Comparaison des seuils de perception du saccharose dans différentes populations (d'après C.M. HLADIK, B. ROBBE et H. PAGEZY, 1986). En ordonnées sont indiqués les pourcentages cumulés des sujets percevant un goût sucré pour chacune des concentrations notées en millimoles (10^{-3} M) sur l'échelle logarithmique des abscisses (30 mM = 10,26 g de saccharose pur par litre d'eau). La moindre sensibilité des populations forestières (seuil de perception plus élevé), observée en particulier chez les Pygmées Aka de Centrafrique et les Giel (Kola) du Sud Cameroun, contraste avec la plus grande acuité des populations non forestières (Koma et Doupa) vivant au Nord Cameroun, dans un environnement où les fruits sucrés sont beaucoup moins abondants.

Chez l'Homme, cependant, la dimension culturelle intervient nécessairement dans la perception d'une substance : la fonction biologique des organes de gustation en constitue une sorte de « toile de fond » sur laquelle viennent se superposer un ensemble de valeurs symboliques que les normes culturelles du groupe imposent comme préférences et répugnances dans le domaine de l'alimentation (THOMAS, 1987; C.M. HLADIK, 1989). Pour les produits sucrés, ces normes culturelles peuvent amplifier la perception plus ou moins agréable que l'on éprouve; néanmoins la base biologique interfère, même dans ce domaine de l'hédonisme. Elle est la cause, au moins chez une espèce de Primate non humain, de variations saisonnières de la motivation pour les produits sucrés qui masquent partiellement la valeur limite du seuil de perception (SIMMEN et HLADIK, 1988).

En revanche, les différences entre le seuil de perception du glucose que nous avons observées entre la population masculine et la population féminine chez les Mvae et les Yassa du Sud Cameroun (les femmes percevant mieux ce sucre simple que les hommes) pourrait n'être qu'un des aspects des différences des rôles dans la recherche et la préparation des aliments. Bien que l'hypothèse d'une base génétique ne puisse être totalement écartée, le seul effet d'entraînement pourrait expliquer ces faibles différences. La même interprétation a été faite à propos de la perception du sel dans le milieu arctique (voir l'article de B. ROBBE et C.M. HLADIK, dans la présente revue).

DISCUSSION

On peut s'étonner de ne trouver la plupart des « faux sucres » que sur le continent africain. Seul un glycoside triterpénoïde 150 fois plus sucré que le saccharose est signalé dans les fruits d'une espèce du Sud de la Chine, *Momordica grosvenori*, Cucurbitaceae (VAN DER WEL, 1987). Il ne semble pas que des cas de « mimétisme biochimique » aussi flagrants que ceux de la monelline ou de la pentadine aient été observés sur le continent américain où l'on pourrait s'attendre, compte tenu d'une évolution de la flore et de la faune parallèle à celle du continent africain, aux mêmes processus de coévolution.

A la réflexion, ces produits pourraient très bien exister, et, pour conserver le langage un peu provocateur de cet article, nous les nommerons « faux sucres insipides ». Supposons, en effet, qu'un mécanisme de sélection de certains fruits par des Primates du continent américain ait permis, comme en Afrique, l'émergence de végétaux dont les fruits apparaîtraient comme très sucrés à ces singes platyrhiniens. En raison des différences des mécanismes de la perception gustative chez les singes du Nouveau Monde d'une part et chez les Cercopithecidae et Hominidae de l'Ancien Continent d'autre part — différences vraisemblablement dues aux structures des protéines-acceptrices des bourgeons du goût — ces produits seraient, selon toute vraisemblance, aussi mal perçus par l'Homme et les Cercopithecidae que le sont les « faux sucres » du continent africain par les singes platyrhiniens.

Il est donc possible — probable ? — que certains fruits recherchés par les Primates du Nouveau Monde, qui en disséminent les graines de façon efficace, nous paraissent parfaitement insipides, alors que pour ces Primates non humains leur saveur serait voisine de celle des sucres simples.

Il est également probable qu'il reste encore à découvrir dans la flore africaine de nombreux produits du type « faux sucre » qui auraient un intérêt évident pour l'Homme. Leur usage à la place des édulcorants de synthèse — bien que les produits naturels ne soient pas toujours dépourvus de toxicité — pourrait se justifier. Peut-être verra-t-on un jour ces édulcorants naturels en provenance des pays forestiers d'Afrique, utilisés dans une industrie douce de l'agro-alimentaire qui, continuons de rêver, partagerait ses bénéfices avec les pays du continent africain.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1967. — *The Mango : a Handbook*. Indian Council of Agricultural Research. New Delhi. 210 p.
- BAHUCHET S., 1985. — *Les Pygmées Aka et la forêt Centrafricaine*. Paris, SELAP, 638 p.
- BREYNE H., DELAUDE C. & DELAUDE J., 1978. — Plantes médicinales et ingrédients magiques du grand marché de Kisangani (Zaire). *Lejeunia*, 93 : 1-7.

- BROUWER J.N., VAN DER WEL H., FRANCKE A. & HENNING G.J., 1968. — Miraculin, the Sweetness-inducing Protein from Miracle Fruit. *Nature*, 220 : 373-374.
- CHARLES-DOMINIQUE P., 1977. — *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates. Prosimians of Equatorial West Africa*. Duckworth, London. 277 p.
- CHARLES-DOMINIQUE P., 1986. — Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants : *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In : *Frugivores and seed dispersal* (A. ESTRADA & T.H. FLEMING Eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht : 119-135.
- COOPER H.M., CHARLES-DOMINIQUE P. & VIÉNOT F., 1986. — Etude photocolorimétrique des fruits consommés par les oiseaux et les chauve-souris. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* Paris, Sér. A, 132 : 131-143.
- CORNER E. J. H., 1964. — *The life of plants*. The University of Chicago Press, Chicago & London. 315 p.
- FAURION A., 1987. — Physiology of the Sweet Taste. In : *Progress in Sensory Physiology* (D. OTOSSEN Ed.), Vol. 8, Springer-Verlag, Berlin : 129-201.
- FISHER G.L., PFAFFMANN C. & BROWN E., 1965. — Dulcin and Saccharin Taste in Squirrel Monkeys, Rats, and Man. *Science*, 150 : 506-507.
- GAUTIER-HION A., DUPLANTIER J.-M., QURIS R., FEER F., SOURD C., DECOUX J.-P., DUBOST G., EMMONS L., ERARD C., HECKETWEILER P., MOUNGZI A., ROUSSILLON C. & THIOLLAY J.-M., 1985. — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* (Berlin) 65 : 323-337.
- GLASER D., 1986. — Geschmacksforschung bei Primaten. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 131 : 92-110.
- GLASER D., HELLEKANT G., BROUWER J.N. & VAN DER WEL H., 1978. — The Taste Responses in Primates to the Proteins Thaumatin and Monellin and their Phylogenetic Implications. *Folia Primatologica*, 29 : 56-63.
- HELLEKANT G., GLASER D., BROUWER J. & VAN DER WEL H., 1981. — Gustatory responses in three prosimian and two simian primate species (*Tupaia glis*, *Nycticebus coucang*, *Galago senegalensis*, *Callithrix jacchus jacchus* and *Saguinus midas niger*) to six sweeteners and miraculin and their phylogenetic implications. *Chemical senses*, 6 : 165-173.
- HLADIK A., 1982. — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica. (Ecologia generalis)*, 3 : 373-392.
- HLADIK A., BAHUCHET S., DUCATILLION C. & HLADIK C.M., 1984. — Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39 : 249-290.
- HLADIK A. & HALLÉ N., 1979. — Note sur les endocarpes de quatre espèces de *Spondias* d'Amérique (Anacardiaceae). *Adansonia*, Sér.2, 18 : 487-492.
- HLADIK A. & HLADIK, C.M., 1969. — Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23 : 25-117.
- HLADIK A. & MIQUEL S., 1990 (sous presse). — Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In : *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants* (K.S. BAWA & M. HADLEY Eds.). Unesco, Paris & Parthenon Publishing, Carnforth.
- HLADIK C.M., 1973. — Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27 : 343-413.
- HLADIK C.M., 1981. — Diet and the Evolution of Feeding Strategies among Forest Primates. In : *Omnivorous Primates : Gathering and Hunting in Human Evolution* (R.S.O. HARDING & G. TELEKI Eds.). Columbia University Press, New York : 215-254.
- HLADIK C.M., 1989. — Perception gustative et qualités organoleptiques des aliments. In : *Se nourrir en forêt équatoriale*. (C.M. HLADIK, I. DE GARINI & S. BAHUCHET Eds.) Unesco, Paris : 67-68.

- HLADIK C.M., GARINE I. DE & BAHUCHET S. (Eds.), 1989. — *Se nourrir en forêt équatoriale*. Unesco, Paris. 97 p.
- HLADIK C.M. & HLADIK A., 1967. — Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt Gabonaise. *Biologia Gabonica*, 3 : 43-58.
- HLADIK C.M., HLADIK A., BOUSSET J., VALDEBOUZE P., VIROBEN G. & DELORT-LAVAL J., 1971. — Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia Primatologica*, 16 : 85-122.
- HLADIK C.M., ROBBE B. & PAGEZY H., 1986. — Sensibilité gustative différentielle des populations Pygmées et non-Pygmées de forêt dense, de Soudaniens et d'Eskimos, en rapport avec l'environnement biochimique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 303 : 453-458.
- LANGLEY-DANYSZ P., 1987. — La biotechnologie des additifs alimentaires. *La Recherche*, 188 : 634-642.
- LE MAGNEN J., 1963. — Gustation. In : *Physiologie* (Ch. KAYSER Ed.). Editions Médicales Flammarion, Paris, Volume 2 : 655-668.
- LUSH I.E., 1981. — The genetics of tasting in mice. I. Sucrose octaacetate. *Genetical Research*, 38 : 93-95.
- MÜLLER P., 1934. — Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. *Berichte der Schweiz Bot. Gesells.*, 43 : 241-252.
- RIDLEY H. N., 1930. — *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve, Ashford, Kent. 744 p.
- SIMMEN B. & HLADIK C.M., 1988. — Seasonal Variation of Taste Threshold for Sucrose in a Prosimian Species, *Microcebus murinus*. *Folia Primatologica*, 51 : 152-157.
- SNOW D.W., 1966. — A possible factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.
- SOURD C. & GAUTIER-HION A., 1986. — Fruit selection by a forest guenon. *Journal of Animal Ecology*, 55 : 235-244.
- THOMAS J.M.C., 1987. — Des goûts et des dégoûts chez les Aka, Ngbaka et autres... (Centrafrique). In : *De la voûte céleste au terroir, du jardin au foyer*. Editions de l'Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, Paris : 489-504.
- VAN DER WEL H., VAN DER HEUDEN A. & PEER H. G., 1987. — Sweeteners. *Food Reviews International*, 3 : 193-268.
- VAN DER WEL H., LARSON G., HLADIK A., HLADIK C.M., HELLEKANT G. & GLASER D., 1989. — Isolation and characterization of pentadin, the sweet principle of *Pentadiplandra brazzeana* Baillon. *Chemical Senses*, 14 : 75-79.

PAGE CI-CONTRE : Espèces à fruits sucrés de la forêt du Gabon : les genres *Santiria* (en haut et à gauche, échantillon AH 2469) et *Trichoscypha* (en haut et à droite, AH 1946) comprennent les formes les plus riches en sucres simples. Le *Cissus dinklagei* (en bas et à gauche) est une liane dont les fruits sont très recherchés par les Primates. Les gros fruits de l'*Anonidium mannii* (en bas et à droite), moins riches en sucres mais renfermant beaucoup de protéines, sont également attractifs pour les Primates (photos C.M. HLADIK).

PAGE 66:

EN HAUT : La pulpe rouge qui enrobe les graines de *Pentadiplandra brazzeana* (Pentadiplandraceae) renferme un « faux sucre » de nature protéique récemment mis en évidence, la pentadine.

EN BAS : Les fruits rouges de cette petite liane de la forêt dense Africaine, *Dioscoreophyllum cumminsii* (Menispermaceae), ont une saveur extrêmement sucrée également due à la présence d'une protéine, la monelline (photos C.M. HLADIK).





Adresse des auteurs en 2012 :

Claude Marcel HLADIK

Directeur de recherche émérite au CNRS

cmhladik@mnhn.fr

http://www.ecoanthropologie.cnrs.fr/IMG/pdf_Site-WEB-Hladik-2012.pdf

Annette HLADIK

Attachée honoraire au Muséum national d'histoire naturelle

hladik@mnhn.fr

Eco-Anthropologie et Ethnobiologie

Muséum National d'Histoire Naturelle

4 avenue du Petit Château

91800 Brunoy (France)

